

УДК 582.32

О ПОТЕНЦИАЛЕ МЕТОДА ГЕОТРОПИЧЕСКИХ ИЗГИБОВ В ИССЛЕДОВАНИИ РОСТА СФАГНОВЫХ МХОВ

В. Л. Миронов

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

Существует около десятка методов определения линейного прироста сфагновых мхов. Большинство их связано со значительными трудозатратами, малой производительностью и сопутствующими артефактными явлениями, влияющими на оценку прироста. В данной работе описываются возможности недавно разработанного метода геотропических изгибов, основанного на четко выраженной отрицательной геотропической реакции побегов сфагновых мхов. В работе предлагаются некоторые варианты определения линейного прироста и рассматриваются актуальные направления исследований, которые можно успешно развивать с использованием метода геотропических изгибов.

Ключевые слова: естественные маркеры; отклонение побегов; снеговая нагрузка; нивальные и искусственно индуцированные геотропические изгибы; артефактное явление.

V. L. Mironov. ON THE POTENTIAL OF THE METHOD OF GEOTROPIC CURVATURES FOR THE STUDY OF GROWTH IN PEAT MOSSES

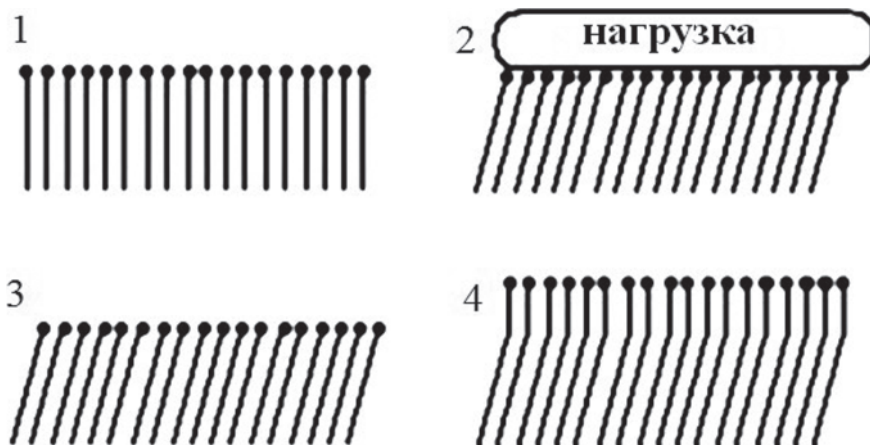
There is around a dozen of methods for determination of length increment in peat mosses. A majority of them are very labour intensive but with low output and some artefactual phenomena that affect the increment estimates. This paper describes the capabilities of the recently designed method of geotropic curvatures, which is based on the explicit negative geotropic response of peat moss shoots. Several variants of determining length increment are suggested and some promising lanes of research which can be promoted using the method of geotropic curvatures are considered.

Key words: innate markers; shoot declination; snow load; nival and artificially induced geotropic curvatures; artefactual phenomenon.

Введение

Метод геотропических изгибов – недавно разработанный метод, основанный на использовании геотропических изгибов стебля в роли маркеров для определения линейного прироста сфагновых мхов (рис.) [Миронов, 2016]. Возможность использования изгибов стебля для решения подобных задач использовалась и в более

ранних работах [Корчагин, 1960; Мульдьяров, Лапшина, 1983; Camill et al., 2001; Vitt, 2007], однако специальное исследование их генезиса было проведено совсем недавно [Mironov, 2016; Mironov et al., 2016]. В ранних работах господствовало *petitio principii* о том, что любые изгибы стеблей образуются в начале вегетационного периода, поэтому годичным приростом можно считать расстояние между последовательно



Принципиальный механизм образования геотропических изгибов *in situ* [по Mironov et al., 2016]

Основные этапы: 1. Интактная сфагновая дернина. 2. Внешнее воздействие, вызывающее отклонение побегов. 3. Отклоненное состояние побегов в сфагновой дернине. 4. Образование геотропических изгибов

расположенными изгибами [Camill et al., 2001]. В настоящее время четко установлено, что подобный взгляд зачастую не соответствует действительности, поскольку стимулом образования изгибов выступает отклонение побегов и не все вызывающие его факторы связаны с началом вегетации. В связи с недооценкой этого факта использование изгибов стебля в ранних работах имело тенденцию к занижению линейного прироста побегов, что было наиболее типичным для видов мочажинных местообитаний.

Образование геотропических изгибов в условиях болотных экосистем севера происходит обычно в результате отклонения побегов под действием снеговой нагрузки, колебания уровня болотных вод, проливных дождей и импактного действия человека и животных на сфагновый покров. Как правило, образование геотропических изгибов происходит на значительном протяжении сфагновой дернины, при этом по мере нарастания побегов расположение таких изгибов имеет структуру слоя. Наличие информации о причинах или времени формирования изгибов стебля позволяет использовать их для решения различных задач и делает их наиболее перспективными маркерами для широкого круга исследований роста сфагновых мхов.

Решение некоторых прикладных задач с помощью метода геотропических изгибов

Определение линейного прироста побегов с начала вегетации

Снеговая нагрузка обычно является достаточным стимулом для формирования

нивальных геотропических изгибов, они могут появляться как в начале зимы, так и весной [Mironov et al., 2016]. В мочажинах и топях с непромороженным сфагновым покровом нивальные изгибы образуются спустя некоторое время после выпадения достаточного количества снега. В этих местообитаниях уже в субнивальных условиях может происходить некоторый прирост побегов [Миронов, 2017б]. При раннем промерзании сфагнового покрова нивальные изгибы образуются после оттаивания весной.

Нивальные изгибы могут быть использованы для определения линейного прироста с начала вегетации, что может быть востребовано при оценке годичного прироста побегов или при проведении непрерывного мониторинга их роста. Для решения этих задач требуется тщательный выбор модельных участков, имеющих ровную неповрежденную моховую дернину и относительно стабильный гидрологический режим. По нашим наблюдениям, в подобных условиях нивальные изгибы обычно формируют выраженный слой в сфагновом покрове, при этом дополнительно они могут сочетаться с локальным более плотным расположением веточек побега и сплюснутостью побега, обусловленной действием снеговой нагрузки. На участках с развитым травяным покровом или нестабильным гидрологическим режимом слой нивальных изгибов не всегда отчетливо выражен, иногда он не отличается от изгибов аквального генезиса. Кроме того, на некоторых участках дернины они могут изначально отсутствовать либо оторфовываться в процессе роста побега. В подобных случаях невозможно

их использование для оценки годового прироста. Основными преимуществами нивальных изгибов являются их широкое распространение и отсутствие какого-либо артефактного воздействия на рост побегов, характерного для большинства методов [Мионов, 2017а].

Определение линейного прироста побегов с заданного момента

При решении некоторых задач использование нивальных геотропических изгибов оказывается невозможным либо не вполне оправданным. В подобных случаях геотропические изгибы могут быть индуцированы на исследуемом участке путем искусственного вдавливания дернины. Эта процедура осуществляется как вручную, так и с использованием подручных средств, при этом оказываемое механическое воздействие не должно приводить к повреждению побегов. Вдавливание дернины приводит к сокращению расстояния между головками побегов и уровнем воды, что может оказывать положительное влияние на рост побегов и защищать их от высыхания [Yazaki, Yabe, 2012]. Данную процедуру можно применять для оценки прироста в случаях, когда отсутствуют или не могут быть идентифицированы нивальные изгибы или когда необходимо точно знать время образования изгибов. Искусственную индукцию геотропических изгибов также целесообразно использовать для повышения точности при мониторинге скорости роста быстрорастущих видов, поскольку на значительных приростах увеличивается ошибка в определении скорости роста. Сильное вдавливание побегов отмечается в следах человека и животных. Значительная часть побегов в них повреждается за счет чрезмерной нагрузки, однако сопутствующее выраженное отклонение побегов стимулирует формирование отчетливых геотропических изгибов стебля. Такие изгибы, при сопровождении данными по средней скорости роста побегов, потенциально могут применяться в прикладных целях, например, для приблизительной оценки срока давности следов человека.

Определение линейного прироста побегов в искусственных условиях

При выращивании сфагновых мхов в лаборатории для оценки их прироста также может быть использован метод геотропических изгибов. В настоящее время одним из наиболее распространенных методов изучения роста побегов в таких случаях является их обрезание до известной длины [Смоляницкий, 1977; Paffen,

Roelofs, 1991; Berg et al., 2013]. Эта процедура достаточно трудоемка и требует значительных временных затрат. Кроме того, возможно, что она сокращает транслокацию химических элементов [Aldous, 2002] и площадь поверхностей, колонизируемых симбиотическими микроорганизмами [Raghoebarsing et al., 2005], что может отрицательно влиять на рост побегов. Метод геотропических изгибов, в отличие от данного метода, требует только помещения побегов в емкость для выращивания под некоторым наклоном, что вызовет образование изгибов стебля, от которых в дальнейшем можно измерять прирост. При этом не требуется какой-либо дополнительной специальной обработки.

Перспективные направления исследований при использовании метода геотропических изгибов

Анализ временных рядов показателей роста побегов

Под временным рядом понимается последовательный ряд значений, полученных в разные моменты времени. При исследовании процессов роста сфагновых мхов классическими методами использовались временные ряды, единицами времени которых являются годы [Grabovik, Nazarova, 2013], месяцы либо интервалы меньшей размерности вплоть до недели [Asada et al., 2003]. Использование метода геотропических изгибов позволяет сокращать интервалы между наблюдениями и увеличивать объем выборок. Это позволяет наблюдать некоторые биологические феномены, которые ранее было невозможно обнаружить другими методами, например биоритмы роста побегов. Среди них недавно были описаны циркатрингитантные ритмы роста дернины *Sphagnum riparium* Ångstr, которые, по всей видимости, связаны с лунным циклом [Mironov, Kondratev, 2017]. Объем материала, на котором они были выявлены, составил около 40 000 измерений прироста побегов, а интервал в сборе данных с 4–7 дней в первый год исследования был доведен до 2–3 дней во второй год исследования. Возможно, что дальнейшее сокращение интервала позволит обнаружить ритмы меньшего порядка. Временные ряды, помимо ритмических процессов, могут содержать тренды, игнорирование которых иногда может приводить к ложным заключениям о причинно-следственных связях с факторами среды или об отсутствии таковых. Для учета подобных эффектов применяются специальные методы детрендрования [Quinn, Keough, 2002]. Анализ временных рядов

позволяет исследовать не только непосредственную корреляцию с факторами среды, но и выявлять скрытые и смещенные во времени зависимости, которые могут присутствовать в процессе сезонного развития сфагновых мхов. Несмотря на широкое применение анализа временных рядов в различных отраслях науки, на данный момент в области биологии сфагновых мхов подобный анализ практически не используется, что, по всей видимости, объясняется недостаточной производительностью стандартных методов.

Изучение свойств variability сфагновой дернины в процессе ее развития

Сфагновая дернина – естественная форма существования сфагновых мхов в природных условиях, в составе которой они обладают наибольшей устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды. Свойства сфагновой дернины описывались некоторыми авторами [Смоляницкий, 1977; Панов, 2006], однако при их описании использовался в основном эмпирический подход. Применение метода геотропических изгибов дает возможность отслеживания динамики количественных показателей variability сфагновой дернины в процессе ее роста. Поскольку дернины разных видов отличаются по плотности побегов и гетерогенности в их линейном приросте, представляется возможным исследование их variability на основе доступных показателей variability (дисперсия, стандартное отклонение, коэффициент вариации). Такие показатели могут быть вычислены по выборкам линейного прироста побегов. Ранее решение подобной задачи было затруднительно, поскольку при искусственном маркировании побегов (например, перевязками) значения естественной variability было невозможно определить из-за сильного нарушения сфагновой дернины. Более того, некоторые методы, например метод колыхков и метод сетки, непригодны для решения подобной задачи.

Оценка годичного прироста в различных местообитаниях

Годичные приросты сфагновых мхов изучаются с давних пор, в связи с чем может сложиться впечатление об отсутствии актуальности подобных исследований. Однако наши данные свидетельствуют о необходимости их проведения. В условиях мочажинных местообитаний значительная часть данных получена методом перевязок, а в условиях кочковых

(рядовых) местообитаний – методом колыхков (или его модификаций). Оба метода имеют специфические систематические ошибки, обуславливающие их тенденцию к занижению оценки прироста. Метод перевязок нарушает целостность сфагновой дернины, в результате чего может нарушаться естественное водоснабжение побегов и происходить замедление или остановка их роста [Солоневич, 1966]. Метод колыхков подразумевает надежную фиксацию маркеров только в достаточно плотной дернине, которая одновременно имеет более низкую скорость роста. По результатам прямого сравнения обнаружено, что в обводненных местообитаниях метод перевязок дает результаты на 7,5–45,8 % ниже, чем метод геотропических изгибов [Mironov et al., 2016]. Сравнение опубликованных данных по приросту *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* в кочково-рядовых местообитаниях с полученными нами данными показывает еще более существенные различия. Определенный методом геотропических изгибов прирост *S. fuscum* варьирует от 13 до 75 мм (среднее \pm СКО: $26,8 \pm 11,3$ мм), а прирост *S. magellanicum* – от 20 до 135 мм (среднее \pm СКО: $42,8 \pm 18,6$ мм) [Миронов, 2017а], в то время как ранее в Карелии их прирост оценивался соответственно в 2–15 и 4,4–19,2 мм [Грабовик, 1994]. Таким образом, полученные методом геотропических изгибов оценки линейных приростов существенно превышают общепринятые данные. Отчасти это может объясняться тем, что кроме открытых местообитаний нами были исследованы указанные виды в местообитаниях лесных болот, где прирост оказался заметно выше. Ранее такие местообитания практически не исследовались из-за ограниченных возможностей применения стандартных методов. Сфагновая дернина имеет здесь более стабильное увлажнение в течение вегетации и, в отличие от открытых местообитаний, менее подвержена высыханию. Таким образом, использование метода геотропических изгибов дает возможность исследовать линейный прирост побегов в широком спектре местообитаний.

Заключение

Геотропические изгибы являются естественными и легко узнаваемыми маркерами прироста побегов сфагновых мхов. Данные маркеры образуются на значительном протяжении дернины вследствие естественных причин, а также могут быть вызваны искусственным вдавливанием дернины. В настоящее время они ограничено используются при исследовании роста

сфагновых мхов, однако с их помощью можно решать некоторые новые задачи и значительно упрощать процесс сбора данных. Использование геотропических изгибов позволяет максимально детализировать процесс сбора данных, что обеспечивает возможность получения достаточно подробных временных рядов параметров роста за период вегетации. Кроме того, интересным представляется сравнение оценок линейного прироста, полученных настоящим методом, с более ранними результатами. По предварительным данным, эти оценки могут существенно превосходить более ранние данные, это связано с отсутствием негативного артефактного воздействия, полным охватом периода роста, возможностью оценивать прирост в некоторых слабоизученных местообитаниях. Конечно, метод геотропических изгибов имеет и свою сферу применения, границы которой еще предстоит выяснить. Так, например, он непригоден для изучения роста сфагновых мхов, обитающих в водной толще. Определенные трудности могут возникать при оценке прироста сфагновых мхов с замаскированными нивальными изгибами в топях и мочажинах или отсутствующими нивальными изгибами на плотных кочках. Однако в этих условиях могут применяться искусственно индуцированные геотропические изгибы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН (проект № 0221-2014-0035).

Литература

Грабовик С. И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов в Южной Карелии // Ботанический журнал. 1994. Т. 79 (4). С. 81–86.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 279–314.

Миронов В. Л. Способ определения линейного прироста побегов мхов рода *Sphagnum* // Патент России № 2600827. 2016. Бюл. № 30. 9 с.

Миронов В. Л. О новом подходе к определению линейного прироста сфагновых мхов // VIII Галкинские чтения: материалы конференции (Санкт-Петербург, 2–3 февраля 2017 г.). 2017а. С. 75–78.

Миронов В. Л. Об экстремальных условиях вегетации *Sphagnum majus* в болотных топях Карелии // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2017б. Т. 79 (82). С. 115–118.

Мульдьяров Е. Я., Лапшина Е. Д. Датировка верхних слоев торфяной залежи, используемой для изучения космических аэрозолей // Метеоритные и метеорные исследования. Новосибирск: Наука, 1983. С. 75–84.

Панов В. В. Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот // Ботанический журнал. 2006. Т. 91 (3). С. 393–401.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 9. С. 1262–1272.

Солоневич Н. Г. К биологии сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 9. С. 1297–1302.

Aldous A. R. Nitrogen translocation in *Sphagnum* mosses: effects of atmospheric nitrogen deposition // *New Phytologist*. 2002. Vol. 156 (2). P. 241–253.

Asada T., Warner B. G., Banner A. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada // *The Bryologist*. 2003. Vol. 106 (4). P. 516–527.

Berg A., Danielsson Å., Svensson B. H. Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss // *Plant and soil*. 2013. Vol. 362 (1). P. 271–278. doi: 10.1007/s11104-012-1278-4

Camill P., Lynch J. A., Clark J. S., Adams J. B., Jordan B. Changes in biomass, aboveground net primary production, and peat accumulation following permafrost thaw in the boreal peatlands of Manitoba, Canada // *Ecosystems*. 2001. Vol. 4 (5). P. 461–478. doi: 10.1007/s10021-001-0022-3

Grabovik S. I., Nazarova L. E. Linear increment of *Sphagnum* mosses on Karelian mires (Russia) // *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 23–26. doi: 10.15298/arctoa.22.04

Mironov V. L. Natural genesis of the geotropic curvatures and their use for growth estimating in *Sphagnum* mosses // *Proceedings of the International Meeting on the Biology of Sphagnum*, Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016. Tomsk, 2016. P. 45–47.

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // *Arctoa*. Vol. 25. 2016. P. 353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y. Peat moss *Sphagnum riparium* follows a circatrigintan growth rhythm in situ: A case report // *Chronobiology International*. 2017. C. 1–4. doi: 10.1080/07420528.2017.1329208

Paffen B. G. P., Roelofs J. G. M. Impact of carbon dioxide and ammonium on the growth of submerged *Sphagnum cuspidatum* // *Aquatic Botany*. 1991. Vol. 40 (1). P. 61–71.

Quinn G. P., Keough M. J. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, 2002. 539 p.

Raghoebarsing A. A., Smolders A. J., Schmid M. C., Rijpstra W. I. C., Wolters-Arts M., Derksen J., Jetten M. S. M., Schouten S., Damstré J. S. S., Lamers L. P. M., Roelofs J. G. M., Op den Camp H. J. M., Strous M. Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs // *Nature*. 2005. Vol. 436 (7054). P. 1153–1156. doi: 10.1038/nature03802

Vitt D. H. *Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands, and forests* // *Principles and standards for measuring primary production*. Oxford University Press, New York. 2007. P. 82–105.

Yazaki T., Yabe K. Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by *Sphagnum papillosum* in a mire of northern Japan // *Plant Ecology*. 2012.

Vol. 213 (7). P. 1055–1067. doi: 10.1007/s11258-012-0065-x

Поступила в редакцию 11.01.2017

References

Grabovik S. I. Vliyanie klimaticheskikh uslovii na lineinyi prirost sfagnovykh mkhov v Yuzhnoi Karelii [The effect of climatic conditions on linear increment of Sphagnum mosses in southern Karelia]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1994. Vol. 79 (4). P. 81–86.

Korchagin A. A. Opreddenie vozrasta i dlitel'nosti zhizni mkhov i pechenochnikov [Determination of age and longevity of mosses and liverworts]. *Polevaya geobotanika [Field Geobotany]*. 1960. Vol. 2. P. 279–314.

Mironov V. L. Sposob opredeleniya lineinogo prirosta pobegov mkhov roda *Sphagnum* [A method for determining linear growth of *Sphagnum* moss sprouts]. Patent Rossii No. 2600827 [RF Patent No. 2600827]. 2016. Bulletin No. 30. 9 p.

Mironov V. L. O novom podkhode k opredeleniyu lineinogo prirosta sfagnovykh mkhov [On a new approach to the assessment of *Sphagnum* moss linear increment]. VIII Galkinskii Chteniya: Materialy konferentsii (Sankt-Peterburg, 2–3 fevralya 2017 g.) [Proceed. of the VIII Meeting in Memoriam of Ekaterina Alekseevna Galkina (St. Petersburg, February 2–3, 2017)]. St. Petersburg, 2017. P. 75–78.

Mironov V. L. Ob ekstremal'nykh usloviyakh vegetatsii *Sphagnum majus* v bolotnykh topyakh Karelii [On extreme conditions of *Sphagnum majus* vegetation in bogs of Karelia]. *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN [Trans. of IBIW RAS]*. 2017. Vol. 79 (82). P. 115–118.

Mul'diyarov E. Ya., Lapshina E. D. Datirovka verkhnikh sloev torfyanoi zalezhi, ispol'zuemoi dlya izucheniya kosmicheskikh aerolei [Dating of upper layers of peat deposits used for studying cosmic aerosols]. *Meteoritnye i meteornye issledovaniya [Meteorite and Meteor Research]*. Novosibirsk: Nauka, 1983. P. 75–84.

Panov V. V. Nekotorye osobennosti razvitiya sfagnovogo pokrova verkhovykh bolot [Some features of Sphagnum moss cover development in bogs]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 2006. Vol. 91, no. 3. P. 393–401.

Smolyanitskii L. Ya. Nekotorye zakonomernosti formirovaniya derniny sfagnovykh mkhov [Some patterns of Sphagnum moss turfs formation]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1977. Vol. 62, no. 9. P. 1262–1272.

Solonevich N. G. K biologii sfagnovykh mkhov [On the *Sphagna* biology]. *Botanicheskii zhurnal [Bot. Journal]*. 1966. Vol. 51, no. 9. P. 1297–1302.

Aldous A. R. Nitrogen translocation in Sphagnum mosses: effects of atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist*. 2002. Vol. 156 (2). P. 241–253.

Asada T., Warner B. G., Banner A. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada. *The Bryologist*. 2003. Vol. 106 (4). P. 516–527.

Berg A., Danielsson Å., Svensson B. H. Transfer of fixed-N from N₂-fixing cyanobacteria associated

with the moss *Sphagnum riparium* results in enhanced growth of the moss. *Plant and soil*. 2013. Vol. 362 (1). P. 271–278. doi: 10.1007/s11104-012-1278-4

Camill P., Lynch J. A., Clark J. S., Adams J. B., Jordan B. Changes in biomass, aboveground net primary production, and peat accumulation following permafrost thaw in the boreal peatlands of Manitoba, Canada. *Ecosystems*. 2001. Vol. 4 (5). P. 461–478. doi: 10.1007/s10021-001-0022-3

Grabovik S. I., Nazarova L. E. Linear increment of Sphagnum mosses on Karelian mires (Russia). *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 23–26. doi: 10.15298/arctoa.22.04

Mironov V. L. Natural genesis of the geotropic curvatures and their use for growth estimating in Sphagnum mosses. Proceedings of the International Meeting on the Biology of Sphagnum, Saint Petersburg; Khaty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016. Tomsk, 2016. P. 45–47.

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of Sphagnum: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment. *Arctoa*. Vol. 25. 2016. P. 353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y. Peat moss *Sphagnum riparium* follows a circatrigintan growth rhythm in situ: A case report. *Chronobiology International*. 2017. C. 1–4. doi: 10.1080/07420528.2017.1329208

Paffen B. G. P., Roelofs J. G. M. Impact of carbon dioxide and ammonium on the growth of submerged *Sphagnum cuspidatum*. *Aquatic Botany*. 1991. Vol. 40 (1). P. 61–71.

Quinn G. P., Keough M. J. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, 2002. 539 p.

Raghoebarsing A. A., Smolders A. J., Schmid M. C., Rijpstra W. I. C., Wolters-Arts M., Derksen J., Jetten M. S. M., Schouten S., Damstré J. S. S., Lamers L. P. M., Roelofs J. G. M., Op den Camp H. J. M., Strous M. Methanotrophic symbionts provide carbon for photosynthesis in peat bogs. *Nature*. 2005. Vol. 436 (7054). P. 1153–1156. doi: 10.1038/nature03802

Vitt D. H. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands, and forests. Principles and standards for measuring primary production. Oxford University Press, New York. 2007. P. 82–105.

Yazaki T., Yabe K. Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by *Sphagnum papillosum* in a mire of northern Japan. *Plant Ecology*. 2012. Vol. 213 (7). P. 1055–1067. doi: 10.1007/s11258-012-0065-x

Received January 11, 2017

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:**Мионов Виктор Леонидович**

ведущий биолог лаб. болотных экосистем
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vict.mironoff@yandex.ru

CONTRIBUTOR:**Mironov, Viktor**

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: vict.mironoff@yandex.ru